

- STEPHAN, H. (1954): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren. III. Die Oberflächen des Allokortex bei Wild- und Gefangenschaftsfüchsen. Biol. Zbl. 73, 96–115.
- STOCKHAUS, K. (1965): Metrische Untersuchungen an Schädeln von Wölfen und Hunden. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 3, 157–158.

Anschrift des Verfassers: Dr. HEIKO DETLEV FRAHM, Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Neurobiologische Abteilung, Deutschordenstr. 46, D-6000 Frankfurt/M. – 71

Polymorphisme chromosomique et biochimique chez *Pitymys multiplex* (Mammalia, Rodentia)¹

J.-D. GRAF et A. MEYLAN

Institut de Zoologie et d'Ecologie animale, Université, Lausanne, et Station fédérale de recherches agronomiques de Changins, Nyon, Suisse

Réception du Ms. 2. 7. 1979

Abstract

Chromosomal and biochemical polymorphism in Pitymys multiplex (Mammalia, Rodentia)

Studied were the chromosomal and biochemical variations in populations of *Pitymys multiplex* from the Western Alps and the Apennines, including the formerly described species *P. fatioi* and *P. druentius*. Chromosome analysis of 73 individuals showed that polymorphism occurs in *P. multiplex*, involving pericentric inversions and other rearrangements ($2N = 48$ or 46). Each of these variations is located in a different region. Laboratory hybridization between animals with varying chromosome forms proved interfertility. These data complete previous data on the chromosome complements of *P. multiplex* and *P. liechtensteini*. It is assumed that only one polytypic species occurs from Yugoslavia to France, including Northern Italy.

Samples from 6 populations were analysed for electrophoretic variation at 25 protein loci. Mean proportion of loci heterozygous per individual varies geographically: it is lowest ($H = 0.00$) in the isolated population of Zermatt, and highest ($H = 0.08$) in the marginal population of the Vercors (France). After NEI's formula the genetic distance between different chromosome forms varies from $D = 0.01$ to $D = 0.18$. The divergence of the marginal populations is explained by geographic isolation during the glacial and post-glacial times.

Introduction

Etudiant des *Pitymys* de diverses localités de Suisse, FATIO (1905) relève des différences de morphologie crânienne et dentaire chez des sujets capturés près de Lugano. Il suggère de les séparer de *Pitymys subterraneus* (de Sélys Longchamps, 1836) et d'en faire une sous-espèce ou variété qu'il nomme *multiplex*. Il note encore des variations de même tendance chez des individus capturés à Zermatt. MOTTAZ (1908) donne à *P. multiplex* une valeur spécifique puis, en 1909, élève au rang de sous-espèce *P. multiplex fatioi*, la forme de Zermatt décrite par FATIO. MILLER (1912) attribue un statut spécifique tant à *P. multiplex* qu'à *P. fatioi* aux côtés de *P. druentius* qu'il a décrit des Basses-Alpes françaises l'année précédente. Il précise cepen-

¹ Travail bénéficiant des subsides nos 3.769.72 et 3.644–0.75 du Fonds national suisse de la Recherche scientifique.

dant que le statut des membres de ce groupe ne pourra être mieux compris que par l'examen d'un plus riche matériel. ELLERMAN (1941) conserve à ces trois formes le rang d'espèce, mais ELLERMAN et MORRISON-SCOTT (1951) ne reconnaissent plus en elles que des sous-espèces de *P. subterraneus*.

Ce sont les études cytotaxonomiques de MATTHEY (1953, 1954, 1955, 1956) qui permettent de mieux définir ces formes et de séparer définitivement *P. subterraneus* de *P. multiplex*. Cet auteur (1955) note que les différences marquées entre les formules chromosomiques de ces deux espèces doivent être incompatibles avec une interfécondité totale, ce qui a été démontré par la suite par des croisements en élevage (MEYLAN 1972, 1974 et en préparation). MATTHEY souligne en outre que *P. multiplex* et *P. fatioi*, chez lesquels il n'a pas observé de différences cytologiques, doivent avoir une origine commune. Un nouvel examen de leurs caryotypes a confirmé ces vues tout en étendant l'échantillonnage à diverses localités du Tessin et des Alpes françaises (MEYLAN 1970, 1974). Il a aussi été possible de montrer que *P. incertus* (de Sélys Longchamps, 1841) devait être considéré comme synonyme de *P. subterraneus* et non prévaloir sur *P. multiplex* comme l'avait proposé DOTRENS (1961) (MEYLAN 1970). Si l'analyse chromosomique permet de différencier aisément *P. multiplex* de *P. subterraneus*, ces deux espèces forment cependant un ensemble complexe n'autorisant pas une distinction morphologique aisée (SPITZ 1978).

Enfin récemment, STORCH et WINKING (1976), étudiant les chromosomes de *Pitymys* du sud de l'arc alpin, ont montré que *P. liechtensteini* Wettstein, 1927, représentait une espèce voisine de *P. multiplex* et qu'elle remplace cette dernière à l'est dès la Vallée de l'Adige. Doté d'un caryotype peu différent, *P. liechtensteini* est de plus susceptible de s'hybrider avec *P. multiplex* dans la zone de contact entre ces deux espèces dont le statut doit encore être précisé. *P. multiplex* n'occuperait alors que la partie occidentale de l'arc alpin et s'étendrait au sud jusqu'à l'Apennin toscan, sa limite méridionale ne pouvant encore être précisée (SANTINI et FARINA 1978).

L'étude des chromosomes de *P. multiplex* entreprise par l'un de nous (MEYLAN 1970, 1974) a été poursuivie. De nouveaux individus ont été analysés provenant, d'une part, de diverses localités des Alpes jusqu'à l'aire de distribution de *P. druentius* et, d'autre part, de Toscane, région où le statut de *P. multiplex* pose encore quelques problèmes.

Dans le but de préciser le statut de certaines populations et formes chromosomiques, les variations biochimiques ont été analysées par la méthode de l'électrophorèse des protéines. Le degré de différenciation génétique entre plusieurs populations a pu être ainsi estimé. A la suite des travaux d'AYALA et al. (1974) et d'AVISE et SMITH (1977), il apparaît en effet que la distance génétique est une bonne indication du degré de divergence atteint par des populations engagées dans un processus de spéciation.

Cette partie du travail a été réalisée dans le cadre de recherches plus générales sur la systématique biochimique des Arvicolidae (GRAF, en préparation). Par sa distribution et son degré de polymorphisme relativement élevé, *P. multiplex* est apparu comme un sujet intéressant d'étude de la spéciation.

Matériel et méthodes

Les données relatives au matériel étudié figurent dans le Tableau 1 dont trois colonnes donnent les nombres et sexe des animaux selon les analyses effectuées. Dans la première sont indiqués les sujets n'ayant fait l'objet que d'une étude chromosomique; ceux dont les résultats sont déjà donnés dans de précédents travaux sont signalés par un astérisque. Dans la deuxième sont reportés les individus analysés tant sur le plan cytologique que biochimique. Ceux dont seule la variation biochimique a été étudiée sont mentionnés dans la troisième colonne. Dans une quatrième colonne figurent les différentes formules chromosomiques mises en évidence. Il faut relever que dans ce travail, nous n'avons pris en considération que des sujets piégés dans la nature ou nés de femelles capturées portantes, de 1965 à 1978. Nous n'avons pas tenu compte de l'analyse chromosomique des nombreux sujets nés dans nos élevages, exception faite de ceux issus de croisements de *P. multiplex* originaires de régions différentes qui sont mentionnés au bas du tableau. Les localités sont reportées à l'aide de leur numéro d'ordre sur la carte de la Figure 1.

Tableau 1

Nombre et sexe des *P. multiplex* étudiés dans les diverses localités (1 à 19) et à la suite de croisements entre populations différentes (20 et 21). Analyse chromosomique seule (A), chromosomique et biochimique (B), biochimique seule (C). Les astérisques indiquent les individus mentionnés dans de précédents travaux. La colonne D mentionne les formules chromosomiques observées

	A	B	C	D
1 Fivizzano (Toscana) I				
2 Brusata (Tessin) CH	3 ♂♂ *	3 ♂♂ + 2 ♀♀	1 ♂ + 5 ♀♀	46
3 Sagno (Tessin) CH	2 ♂♂ + 11 ♀♀ *			48
4 Meride (Tessin) CH	1 ♂			48
5 Isonne (Tessin) CH	1 ♂ + 1 ♀ *			48
6 Gudo (Tessin) CH	4 ♂♂ *			48
7 Biasca (Tessin) CH	1 ♂ + 1 ♀ *			48
8 Varenzo, Ambri (Tessin) CH		3 ♂♂ + 1 ♀	3 ♂♂ + 5 ♀♀	48
9 Airola (Tessin) CH	2 ♂♂ + 2 ♀♀ *			48
10 Zermatt (Valais) CH				
(= P. fatiçi)	2 ♂♂ + 1 ♀ *	1 ♂ + 1 ♀	6 ♂♂ + 5 ♀♀	48
11 Bourg-St-Pierre (Valais) CH		1 ♂ + 1 ♀		48
12 Pralognan-la-Vanoise (Savoie) F	2 ♂♂			48
13 Barrage d'Aussois (Savoie) F	1 ♂ + 2 ♀♀ *			48
14 Col du Lautaret (Hautes-Alpes) F	1 ♂ + 1 ♀ *			48
15 Col du Montgenèvre (Hautes-Alpes) F	1 ♂ + 1 ♀ *	1 ♂ + 1 ♀		48
16 région de Briançon (Hautes-Alpes) F	2 ♂♂ + 4 ♀♀ *			48 X/X ⁱ
17 Les Alberts (Hautes-Alpes) F	2 ♂♂ *			48
18 La Chapelle-en-Vercors (Drôme) F		4 ♂♂ + 4 ♀♀	3 ♂♂ + 1 ♀	48 X ⁱ
19 Col de la Cayolle (Basses-Alpes) F				
(= P. druentius)	1 ♂			48 A ⁱ
20 Tessin x région de Briançon	5 ♂♂ + 4 ♀♀			48 X/X ⁱ
21 Zermatt x la Chapelle-en-Vercors		1 ♀	1 ♂	48 X/X ⁱ

Les *P. multiplex* capturés dans le cadre de cette étude ont été conservés et sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

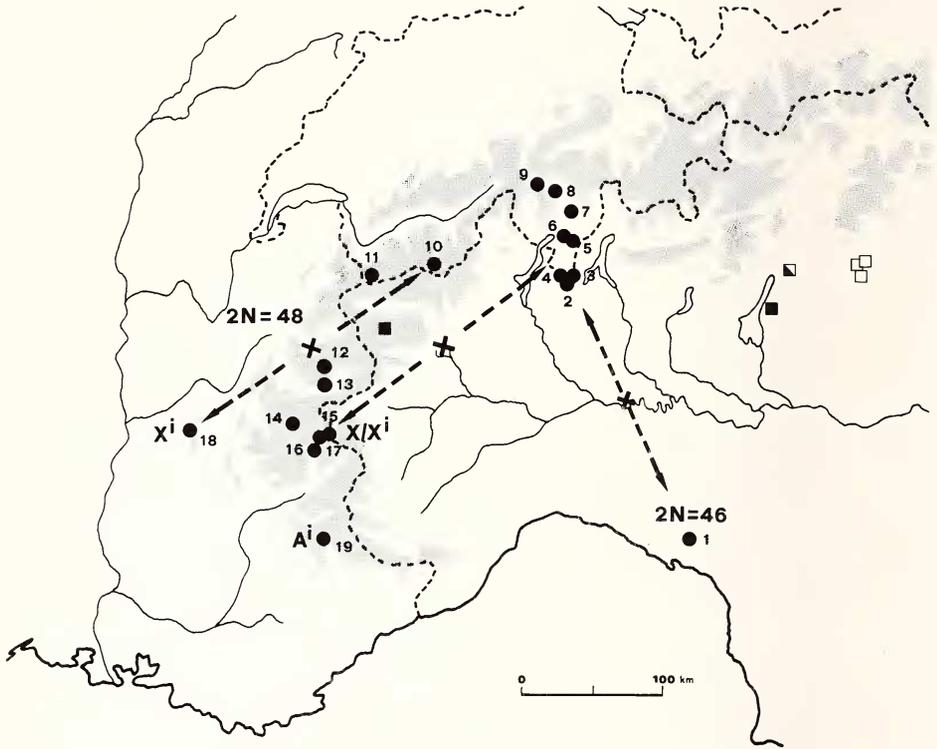


Fig. 1. Situation géographique des populations de *P. multiplex* étudiées, avec mention des caryotypes observés et des croisements réalisés. Les numéros d'ordre des localités correspondent à ceux figurant dans le Tableau 1. Les cercles indiquent les données du présent travail et les carrés celles de STORCH et WINKING (1977) pour *P. multiplex* (carrés noirs) et *P. liechtensteini* (carrés blancs)

Analyse chromosomique

Les préparations microscopiques ont été effectuées par la technique du «squash» (MEYLAN 1967), le choc colchicinique ayant été prolongé et pour certains individus, la moelle fémorale ayant également été fixée. Cette méthode assez grossière, mais fort pratique sur le terrain, n'autorise cependant pas une analyse très fine du caryotype dont les éléments ne peuvent être reconnus que sur la base de leurs dimensions relatives et de leur morphologie.

Analyse biochimique

Les animaux ont été anesthésiés à l'éther. Le plasma et divers organes (foie, rein, coeur) ont été prélevés selon la méthode décrite par SELANDER et al. (1971) et conservés à -30°C . ou dans l'azote liquide jusqu'au moment de l'électrophorèse. Les organes ont alors été homogénéisés dans 9 volumes de tampon Tris-HCl (0,1 M; pH 8,0) à l'aide d'un broyeur de verre rodé. Les homogénats ont été centrifugés à 18000 g pendant 15 minutes à 4°C .

Les séparations ont été réalisées par électrophorèse verticale sur gel d'amidon (Instruments Buchler). Les gels ont été préparés selon la méthode décrite par BREWER (1970), en utilisant de l'amidon hydrolysé Connaught (Ontario, Canada), à la concentration de 13% dans une solution tampon appartenant à l'un des systèmes suivants:

- I. Tris-citrate (AYALA et al. 1972). Tension : 5 V/cm pendant 15 heures.
- II. Tris-borate-EDTA (AYALA et al. 1972). Tension : 8 V/cm pendant 15 heures.

III. Tris-borate-EDTA (système recommandé pour G-6-PD par BREWER 1970). Tension : 7 V/cm pendant 15 heures.

IV. Phosphate (SELANDER et al. 1971). Tension : 6 V/cm pendant 8 heures.

V. Phosphate-citrate (SELANDER et al. 1971). Tension : 6 V/cm pendant 8 heures.

VI. Poulik (SELANDER et al. 1971). Tension : 12 V/cm pendant 6 heures.

VII. Hydroxyde de lithium (SELANDER et al. 1971). Tension : 13 V/cm pendant 6 heures.

Pour la séparation et la détection des enzymes et protéines sériques, nous avons appliqué les méthodes suivantes, permettant de mettre en évidence 25 loci différents :

Estérases (EST : 2 loci). Organes : rein et foie. Système : VII. Coloration: SELANDER et al. (1971).

Lactate déshydrogénases (LDH : 2 loci). Organe : rein. Systèmes : I et IV. Coloration : 50 ml tris-HCl 0,1M (pH 8,0), 0,25 ml acide L-lactique 30% (rétablir le pH initial par NaOH), 25 mg NAD, 2 mg PMS, 8 mg NBT.

Malate déshydrogénases (MDH : 2 loci). Coeur. Système : I. Coloration : 50 ml tris-HCl 0,1M (pH 8,0), 50 mg acide L-malique, 20 mg NAD, 1,5 mg PMS, 8 mg NBT.

Enzyme malique (MOD). Rein. Systèmes : II et VI. Coloration : 50 ml tris-HCl 0,2M (pH 8,5), 250 mg acide L-malique, 15 mg NADP, 2 ml $MgSO_4$ 0,1M, 2 mg PMS, 10 mg NBT.

Isocitrate déshydrogénases (IDH : 2 loci). Rein. Système : I. Coloration : 50 ml tris-HCl 0,05M (pH 8,5), 50 mg DL-isocitrate (sel trisodique), 10 mg NADP, 1 ml $MgSO_4$ 0,1M, 1 mg PMS, 8 mg NBT.

Glucose-6-phosphate déshydrogénase (G-6-PD). Coeur. Système : III. Coloration : 50 ml tris-HCl 0,1M (pH 8,0), 80 mg glucose-6-phosphate (sel disodique), 15 mg NADP, 1,5 mg PMS, 8 mg NBT.

6-Phosphogluconate déshydrogénase (6-PGD). Coeur. Système : III. Coloration : 50 ml tampon phosphate de potassium 0,1M (pH 7,0), 30 mg 6-phosphogluconate (sel sodique), 1 ml $MgCl_2$ 0,2M, 1 mg PMS, 6 mg MTT.

α -Glycérophosphate déshydrogénase (α -GPD). Foie. Système : VI. Coloration : 50 ml tris-HCl 0,1M (pH 7,1), 100 mg DL- α -glycérophosphate (sel disodique), 25 mg NAD, 0,5 ml $MgCl_2$ 0,2M, 1 mg PMS, 10 mg NBT.

Alcool déshydrogénases (ADH : 2 loci). Foie. Système : V. Coloration : 50 ml tampon phosphate de sodium 0,1M (pH 7,0), 2 ml éthanol, 25 mg NAD, 2 mg PMS, 10 mg NBT.

Sorbitol déshydrogénase (SDH). Foie et rein. Systèmes : V et I. Coloration : SHAW et PRASAD (1970).

Indophénol oxydases (IO : 2 loci). Mêmes conditions que pour PGM. Les deux bandes claires apparaissent après exposition à la lumière du gel coloré pour PGM.

Phosphoglucomutase (PGM). Foie. Système VI. Coloration : application de l'« agar overlay method » de BREWER (1970). Gel détecteur : 40 ml tris-HCl 0,03M (pH 8,0), 400 mg agar purum (Behringwerke), 85 mg glucose-1-phosphate (sel dipotassique), 2 ml $MgCl_2$ 0,2M, 10 mg NADP, 3 mg PMS, 6 mg MTT, 20 UI glucose-6-Phosphate déshydrogénase.

Phosphoglucose isomérase (PGI). Foie. Système : V. Coloration (voir PGM) : 40 ml tris-HCl 0,1M (pH 8,0), 400 mg agar purum, 30 mg fructose-6-phosphate (sel disodique), 2 ml $MgCl_2$ 0,2M, 10 mg NADP, 2 mg PMS, 6 mg MTT, 20 UI glucose-6-phosphate déshydrogénase.

Aspartate aminotransférase (AAT : 2 loci). Rein. Systèmes : II et IV. Coloration (modification de la méthode de SELANDER et al. 1971) : 50 ml tampon phosphate de sodium 0,1M (pH 7,4), 200 mg acide L-aspartique, 100 mg acide α -cétoglutarique (rétablir le pH initial par NaOH), 1 mg pyridoxal-5'-phosphate, 100 mg Fast Blue BB.

Adénylate kinase (AK). Coeur. Système : I. Coloration : d'après BREWER (1970), en remplaçant Ionagar 0,75% par agar purum 1%.

Créatine kinase (CK : 2 loci). Coeur. Système : II. Coloration: voir Ak.

Transferrine (TFR). Plasma. Système : VII. Coloration : solution d'Amidoschwarz 10 B à 1% dans l'acide acétique à 7% (durée: 30 min). Différenciation dans l'acide acétique à 7%.

Résultats

Polymorphisme chromosomique

La formule chromosomique de *P. multiplex* a été décrite par MATTHEY (1953, 1955) sur la base de sujets provenant de Zermatt et du Tessin. D'après cet auteur, cette espèce est caractérisée par un nombre diploïde (2N) de 48. Seuls deux couples autosomiques sont formés d'éléments ayant un centromère intercalaire, soit la paire la plus grande constituée de submétacentriques et un couple de petite taille composé de métacentriques. L'X, de dimension moyenne, est submétacentrique et l'Y, relativement grand, acrocentrique. Le nombre fondamental (NF) est égal à 54. C'est ce caryotype qui a été retrouvé chez tous les *P. multiplex* qui ont été étudiés par la suite (MEYLAN 1970, 1974; STORCH et WINKING 1977; SANTINI et FARINA 1978).

En complétant l'échantillonnage effectué jusqu'en 1974, nous avons alors découvert chez cette espèce un polymorphisme chromosomique touchant tant les autosomes que les chromosomes sexuels. La technique utilisée ne permettant d'apprécier que des variations morphologiques sensibles, nous décrivons ci-dessous les quatre types observés. Ceux-ci sont indiqués en regard des populations étudiées dans le Tableau 1 et dans la Figure 1.

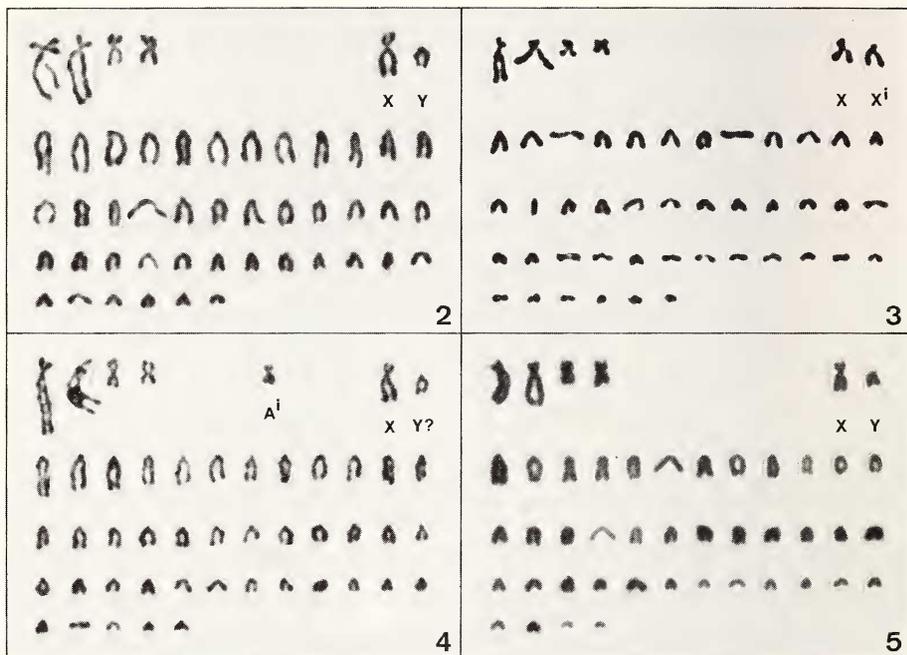


Fig. 2-5. Caryogrammes de *P. multiplex*. Fig. 2. ♂, 2N = 48, NF = 54, Sagno (Tessin) CH. Fig. 3. ♀, 2N = 48, XX', région de Briançon (Hautes-Alpes) F. Fig. 4. ♂, 2N = 48, A', Col de la Cayolle (Basses-Alpes) F. Fig. 5. ♂, 2N = 46, NF = 52, Fivizzano (Toscana) I

Relevons que dans les caryogrammes présentés (Fig. 2-5), le choix de l'Y est toujours arbitraire. Chez les ♂♂, le bivalent sexuel dans les métaphases des premières divisions de maturation montre un élément de taille moyenne associé à l'X. Aussi avons-nous retenu au hasard un acrocentrique parmi les éléments à centromère subterminal de cette dimension. Ce choix est certes plus proche de la réalité que celui effectué précédemment (MEYLAN 1970). Enfin, les autosomes acrocentriques n'ont pas été appariés, mais ordonnés selon leurs longueurs décroissantes.

$$2N = 48, NF = 54$$

Le caryotype précédemment décrit est le plus fréquent. Il a été trouvé dans la majorité des populations étudiées et il est illustré par la Figure 2. Il caractérise également *P. fatioli*.

$$2N = 48 X^1 \text{ (X présentant une inversion péricentrique)}$$

Tous les sujets capturés à La Chapelle-en-Vercors présentent un caryotype identique, exception faite de l'X dont le bras court est très fortement réduit. Suivant l'état de contraction des métaphases, cet élément peut être parfois difficile à distinguer avec certitude des autosomes de même taille. Une étude plus approfondie de notre matériel nous a montré qu'une ♀

provenant de la région de Briançon présentait un X de même nature et un X normal. Cette ♀ hétérozygote est celle qui, accouplée à un ♂ doté d'un caryotype de base, a donné naissance aux individus qui ont constitué notre élevage de *P. multiplex* des Hautes-Alpes.

L'analyse des garnitures chromosomiques de cette ♀ (Fig. 3), de ses descendants et des hybrides obtenus lors des croisements Tessin x région Briançon et Zermatt x La Chapelle-en-Vercors a montré que la longueur relative de cet X à bras très court était identique à celle de l'X submétacentrique. Il est donc plausible d'admettre que cette morphologie différente résulte d'une inversion péricentrique. Cette mutation existe donc à l'état homozygote dans la population de La Chapelle-en-Vercors, mais n'a été trouvée que chez un seul sujet dans le Briançonnais.

$2N = 48 A^i$ (acrocentrique présentant une inversion péricentrique)

C'est au Col de la Cayolle au sud de Barcelonnette, localité type de *P. druentinus*, qu'un seul individu a pu être capturé. A nouveau, son caryotype ne diffère que faiblement de celui généralement observé. Un élément acrocentrique de taille moyenne est remplacé par un métacentrique (Fig. 4). Vu que sa longueur correspond approximativement à celle admise pour l'Y, il n'est pas possible de savoir si cette inversion péricentrique affecte un autosome ou cet hétérochromosome, qui présenterait alors un même polymorphisme que chez *P. liechtensteini* (STORCH et WINKING 1977). Seule l'analyse d'un matériel plus abondant et l'examen du caryotype ♀ permettra de répondre à cette question.

$$2N = 46, NF = 52$$

Tous les sujets piégés à Fivizzano sont dotés d'un caryotype encore différent, le nombre diploïde étant alors de 46. Les différents éléments ont une morphologie tout à fait comparable à celle observée dans la formule chromosomique de base, mais il y a deux acrocentriques en moins (Fig. 5). Vu la technique utilisée, il est impossible de savoir s'il s'agit de la perte de deux éléments ou de réarrangements plus complexes. Cette formule ne correspond pas à celle admise par SANTINI et FARINA (1978) pour des individus de Toscane.

Enfin, nous devons relever que, chez plusieurs individus de diverses localités, nous avons noté soit un, soit deux autosomes acrocentriques présentant un petit bras court distinct. Ces éléments ont une taille comparable à ceux de même morphologie que STORCH et WINKING (1977) admettent comme caractéristiques de *P. liechtensteini*. Il n'est donc pas impossible qu'un polymorphisme plus étendu que celui décrit ici affecte la garniture chromosomique de *P. multiplex*.

Variations biochimiques

Des 25 loci examinés, 16 se sont révélés monomorphes. Les fréquences alléliques trouvées pour les 9 loci polymorphes sont indiquées dans le Tableau 2.

Protéines polymorphes

EST-1. Parmi les estérases détectées dans les extraits de rein et de foie, EST-1 est celle qui présente la mobilité la plus élevée (migration anodique). Seule la population du Vercors est polymorphe pour ce locus; l'allèle Est-1¹⁰⁰ est fixé dans tous les autres échantillons. Les hétérozygotes présentent un phénotype à deux bandes.

EST-2. C'est le troisième système que l'on rencontre en se déplaçant de l'anode vers la cathode. EST-2 est inhibé par l'ésérine-sulfate. Quatre allèles ont été détectés, et les hétérozygotes présentent un phénotype à deux bandes.

L'allèle Est-2⁹⁴ est commun à toutes les populations; il est fixé dans les échantillons de Zermatt et de Bourg-St-Pierre.

Tableau 2

Fréquences alléliques et hétérozygotie moyenne (H) caractérisant les 6 échantillons. H (observée): valeur obtenue par comptage direct des hétérozygotes. H(calculée): valeur calculée à partir des fréquences alléliques, selon la formule de Nei (1978)

Localité		1	8	10	11	15	18
		Fivizzano	Varenzo	Zermatt	Bourg-St-Pierre	Montgenèvre	Vercors
Nombre d'individus		12	12	13	2	2	12
Locus	Allèle						
Est-1	104	-	-	-	-	-	0,42
	100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,12
	97	-	-	-	-	-	0,46
Est-2	106	0,13	-	-	-	-	-
	103	0,33	-	-	-	0,75	-
	100	-	0,33	-	-	-	0,67
	94	0,54	0,67	1,00	1,00	0,25	0,33
G-6-pd	100	0,12	-	-	-	-	1,00
	94	0,88	1,00	1,00	1,00	1,00	-
6-Pgd	115	-	-	-	-	-	0,04
	100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,96
Adh-1	-100	0,17	-	1,00	-	0,50	0,17
	-65	0,83	1,00	-	1,00	0,50	0,79
	-60	-	-	-	-	-	0,04
Sdh	-100	0,71	0,54	-	-	-	1,00
	-21	0,29	0,46	1,00	1,00	1,00	-
Ic-2	-100	1,00	1,00	0,92	1,00	1,00	1,00
	-15	-	-	0,08	-	-	-
Pgm-1	114	0,04	-	-	-	-	-
	100	0,96	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
Aat-1	100	-	-	-	-	-	0,50
	83	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,50
H (observée)		0,06	0,04	0,00	0,00	0,06	0,08
H (calculée)		0,07	0,04	0,01	0,00	0,05	0,08

G-6-PD. Deux allèles ont été détectés : l'un (G-6-pd¹⁰⁰) est fixé dans l'échantillon du Vercors, l'autre (G-6-pd⁹⁴) est fixé dans les échantillons de Varenzo, Zermatt, Bourg-St-Pierre et Montgenèvre. La population de Fivizzano est polymorphe pour ce locus.

6-PGD. L'allèle variant 6-Pgd¹¹⁵ n'a été trouvé que chez un seul individu, à l'état hétérozygote.

ADH. Les phénotypes observés peuvent être expliqués par l'action de deux loci, et par la structure dimérique de l'enzyme (Fig. 6). Le locus Adh-1, représenté par l'isozyme le plus lent, est polymorphe: trois allèles ont été détectés. L'allèle Adh-1⁻¹⁰⁰ est fixé dans l'échantillon de Zermatt, Adh-1⁻⁶⁵ étant fixé dans les échantillons de Varenzo et de Bourg-St-Pierre. Les populations de Fivizzano, de Montgenèvre et du Vercors sont polymorphes.

SDH. Deux allèles ont été détectés, les hétérozygotes présentant un phénotype à cinq bandes (Fig. 7). L'allèle Sdh⁻²¹ est fixé dans les échantillons de Zermatt, de Montgenèvre et de Bourg-St-Pierre; Sdh⁻¹⁰⁰ est fixé dans l'échantillon du Vercors. Les populations de Varenzo et de Fivizzano sont polymorphes.

IO. Deux isozymes sont présents chez tous les individus analysés: IO-1 migre vers l'anode, IO-2 vers la cathode. La forme variante de IO-2 a été trouvée chez un seul individu (mâle), à l'état homozygote.

PGM-1. Trois bandes apparaissent sur les gels colorés pour PGM; seule la plus lente, qui est toujours la plus intensément marquée, a été prise en considération. L'allèle variant $Pgm-1^{114}$ n'a été trouvé que chez un seul individu, à l'état hétérozygote.

AAT. L'isozyme cytoplasmique AAT-1, à migration anodique, est polymorphe dans la population du Vercors. Deux allèles ont été détectés; les hétérozygotes présentent un phénotype à trois bandes.

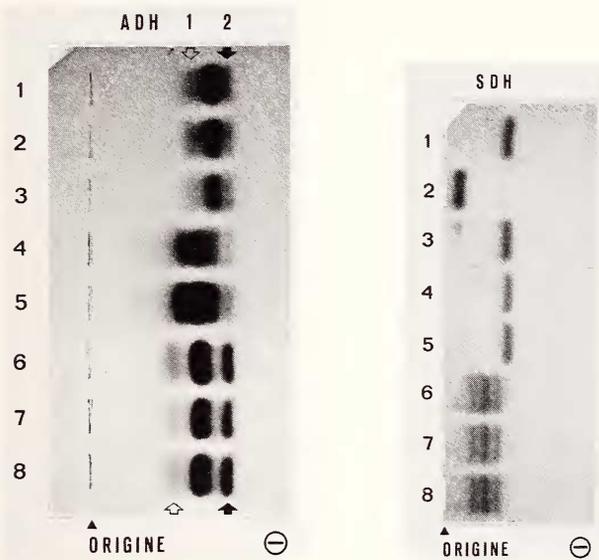


Fig. 6-7. Zymogrammes de l'alcool déshydrogénase (ADH) et de la sorbitol déshydrogénase (SDH) de *P. multiplex*. - Fig. 6. Adh.-1. Homozygotes-100/-100:1,2,3. Hétérozygotes-65/-100:4,5. Homozygotes-65/-65:6,7,8. Adh.-2: monomorphe. Fig. 7. Sdh. Homozygotes-100/-100:1,3,4,5. Hétérozygotes-21/-100:6,7,8. Homozygote-21/-21:2

Variabilité génétique

L'hétérozygotie moyenne observée varie de 0% dans la population de Zermatt à 8% dans celle du Vercors (Tableau 2). Les valeurs de H calculées à partir des fréquences alléliques, selon la méthode de NEI (1978), sont très proches des valeurs observées. La moyenne des 6 populations (valeurs calculées) est de 4,2%.

Analyse quantitative

Les distances génétiques entre les 6 populations ont été calculées selon la formule de NEI (1972). La matrice ainsi obtenue (Tableau 3) a permis la construction d'un dendrogramme (Fig. 8) en utilisant la méthode UPGMA (moyennes arithmétiques).

Croisements

La reproduction de *P. multiplex* en captivité n'est pas très facile à obtenir, comme le montrent les données du Tableau 4. Les résultats négatifs n'ont pas été pris en considération pour

Tableau 3

Distances génétiques calculées selon la formule de Nei (1972), et basées sur l'examen de 25 loci. Les valeurs concernant les échantillons trop restreints de Bourg-St-Pierre et Montgenèvre ne sont données qu'à titre indicatif (caractères italiques)

	1	8	10	11	15	18
	Fiv.	Var.	Zer.	Bou.	Mon.	Ver.
1 Fivizzano	-	0,01	0,06	<i>0,03</i>	<i>0,04</i>	0,09
8 Varenzo		-	0,06	<i>0,02</i>	<i>0,04</i>	0,10
10 Zermatt			-	<i>0,04</i>	<i>0,03</i>	0,18
11 Bourg-St-Pierre				-	<i>0,03</i>	<i>0,15</i>
15 Montgenèvre					-	<i>0,16</i>
18 Vercors						-

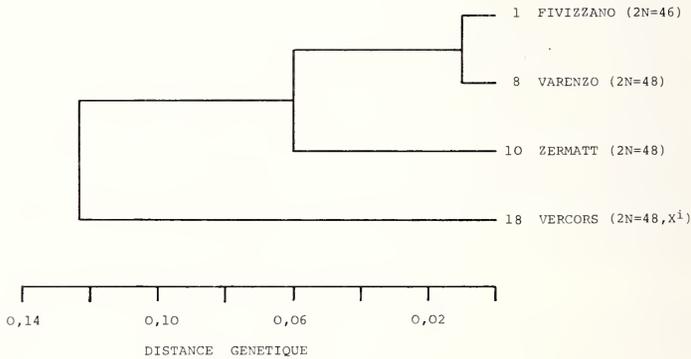


Fig. 8. Dendrogramme dérivé de la matrice de distances génétiques (Tab. 3) par la méthode UPGMA

les couples qui n'ont pas été maintenus pendant plus de trois mois, ce qui masque les échecs dus à la mort d'individus au cours des premières semaines.

Des couples réunissant des sujets de même origine ont été formés à partir d'animaux capturés dans cinq populations distinctes. Il n'a pas été tenu compte des données relatives aux couples formés à partir d'individus nés en captivité. Notons encore que le couple de la région de Briançon a été constitué avec l'unique ♀ hétérozygote XX^1 capturée dans les Hautes-Alpes.

Les essais de croisement entre individus d'origines différentes ont été réalisés tant à partir de sujets capturés que de descendants obtenus en élevage. Dans les croisements Tessin x Briançon des sujets porteurs de la mutation X^1 ont été utilisés. Pour l'hybridation Zermatt x La Chapelle-en-Vercors, les individus de la seconde localité étaient tous caractérisés par cette même mutation. Dans ce dernier cas, l'analyse chromosomique et biochimique des parents et des descendants a montré une transmission mendélienne des caractères propres à chaque population. L'essai d'hybridation entre les sujets de Fivizzano ($2N = 46$) et du Tessin ($2N = 48$) n'a débuté que récemment. Jusqu'à ce jour, une seule portée a été obtenue; les descendants n'ont pas encore été étudiés.

Tableau 4

Résultats des élevages et croisements de *P. multiplex*. A: nombre de couples formés. B: nombre de ♀♀ ayant mis bas. C: nombre de portées. D: moyenne et extrêmes des nombres de nouveau-nés par portée

		A	B	C	D
Fivizzano (Toscana) I	2N = 46	5	1	1	2
diverses localités du Tessin CH	48	12	4	17	2,5 (1 - 4)
Zermatt (Valais) CH	48	2	1	2	2,5 (2 - 3)
région de Briançon (Hautes-Alpes) F	48 X/X ⁱ	1	1	8	2,3 (1 - 3)
La Chapelle-en-Vercors (Drôme) F	48 X ⁱ	3	-	-	-
Tessin x région de Briançon		7	5	20	2,1 (1 - 3)
Zermatt x La Chapelle-en-Vercors		2	1	1	2
Fivizzano x Tessin		5	1	1	2

Discussion

Polymorphisme chromosomique

Il semble de plus en plus fréquent que, dans nombre d'espèces de micromammifères, l'analyse chromosomique de grands échantillons récoltés en diverses localités de leurs aires de distribution conduise à la découverte de cas de polymorphisme. Dans le genre *Pitymys*, cette instabilité de la garniture chromosomique tend à devenir la règle (MEYLAN 1970; ZIVKOVIC et al. 1975; KRAL et MITEV 1976; KRAL et ZIMA 1978; HATUHOV et TEMBOTOV 1978; WINKING 1976). Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que *P. multiplex* présente plusieurs caryotypes différant par de faibles réarrangements chromosomiques. Il faut alors relever que ces modifications sont localisées et correspondent à un polymorphisme géographique. Ce n'est que dans la partie méridionale de l'aire de répartition que des divergences chromosomiques ont été observées: dans le sud-ouest de l'arc alpin, d'une part, et en Toscane, d'autre part (Fig. 1).

Les premiers résultats de croisements tendent à montrer que ces mutations sont compatibles avec une interfécondité complète. Il en résulte que ces formes doivent être considérées comme conspécifiques. Si MATTHEY (1954, 1956) avait déjà reconnu que *P. fatioi* ne différait en rien de *P. multiplex*, nos résultats montrent que *P. druventius* doit également être rattaché à ce dernier, comme l'ont admis SAINT-GIRONS (1973) et CORBET (1978).

La position des *P. multiplex* de Toscane est plus délicate à définir. SANTINI et FARINA (1978) décrivent chez cette espèce un caryotype normal, alors que les individus que nous avons récoltés dans cette région sont dotés d'un nombre diploïde inférieur de deux unités. Les auteurs italiens se sont-ils trompés ou existe-t-il alors deux formes sympatriques et un polymorphisme local? Seules de nouvelles recherches permettront de le préciser.

Enfin, les différences caryologiques observées chez *P. multiplex* sont certes un peu plus faibles que celles qui séparent cette espèce de *P. liechtensteini* (STORCH et WINKING, 1978). Cependant, nos propres résultats nous conduisent à penser que l'ensemble de ces formes ne représente qu'une seule espèce polytypique dont l'aire de distribution s'étendrait de la Yougoslavie (PETROV et ZIVKOVIC 1971; ZIVKOVIC et al. 1975) au sud-est de la France, englobant le nord de l'Italie, mais ne pénétrant que peu profondément dans le massif alpin dans ses parties orientale (KRAL et al. 1978) et centrale.

Polymorphisme biochimique

Parmi les 9 loci polymorphes, trois (6-Pgd, IO-2 et Pgm-1) ne présentent de variation que chez des individus uniques. Allèles rares maintenus à des fréquences très basses, ou résultant de mutations récentes, ces formes variantes n'apportent aucune information sur une éventuelle différenciation des populations.

Les six autres loci présentent des variations qui peuvent être caractérisées de la manière suivante:

1. Deux loci (Est-1 et Aat-1) ne sont polymorphes que dans la population du Vercors, le même allèle étant fixé dans les autres populations.
2. Trois loci ont fixé des allèles différents dans certaines populations: G-6-pd (Varenzo, Zermatt et Vercors), Adh-1 (Varenzo et Zermatt) et Sdh (Zermatt et Vercors).
3. Un locus (Est-2) est largement polymorphe dans toutes les populations, à l'exception de celle de Zermatt.

Le simple examen des fréquences alléliques fait donc apparaître que, parmi les populations étudiées, celle du Vercors se distingue des autres par les variations de quatre loci, alors que celle de Zermatt se caractérise par la fixation d'allèles à tous les loci polymorphes dans d'autres populations.

Variabilité génétique

Le taux d'hétérozygotie trouvé chez *P. multiplex* (4,2%) est très proche de la valeur moyenne de 3,9% donnée par POWELL (1975) pour les Mammifères. Dans notre cas, l'hétérozygotie varie fortement d'une population à l'autre; la population de Zermatt est pratiquement monomorphe.

Une telle réduction de la variabilité génétique est généralement le fait de populations insulaires (AVISE et al. 1974; SCHMITT 1978) ou de populations continentales présentant des caractéristiques insulaires (AVISE et SELANDER 1972; GLOVER et al. 1977). Certains l'attribuent à des mécanismes aléatoires comme la dérive génétique (SELANDER et al. 1971; AVISE et al. 1974; PATTON et YANG 1977) ou le principe du fondateur (proposé par MAYR 1942), d'autres y voient une stratégie adaptative face à un environnement relativement uniforme (NEVO et al. 1974; GLOVER et al. 1977).

Par son isolement géographique et son aire restreinte (MATTHEY 1955, 1956), la population de Zermatt est comparable à une population insulaire. C'est en effet, avec Bourg-St-Pierre, la seule localité du versant nord des Alpes où l'on ait capturé *P. multiplex*. Or la chaîne des Alpes valaisannes constitue une barrière géographique absolue entre la vallée de Zermatt et les vallées du sud, l'extension actuelle des glaciers excluant toute continuité, et même tout échange, entre les populations de *P. multiplex*.

Comment expliquer alors la présence de *P. multiplex* dans la vallée de Zermatt? L'aire de répartition de cette espèce est entièrement située au sud et au sud-ouest de l'arc alpin. Il est donc peu probable que l'isolat de Zermatt soit une population relicte qui témoignerait d'une ancienne extension de l'espèce au nord des Alpes. Par contre, l'histoire du climat au cours du Postglaciaire fait apparaître plusieurs réchauffements importants (optimum atlantique, en particulier) qui se sont marqués, dans les Alpes, par un retrait des glaciers en-deçà de leurs fronts actuels, et une élévation de la limite supérieure des arbres (RÖTHLISBERGER 1976). Il est tout à fait plausible que ces modifications aient été suffisantes pour permettre à certaines populations du versant sud de traverser la chaîne des Alpes et de coloniser, par exemple, la vallée de Zermatt.

Cette hypothèse, déjà esquissée par MATTHEY (1955, 1956), est compatible avec la composition génétique remarquable de la population de Zermatt. En effet, si cette population a été fondée par un petit nombre d'individus, ou si elle a subi des fluctuations numériques importantes, son monomorphisme peut être expliqué par l'élimination aléatoire de certains allèles

(dérive génétique). L'isolement géographique empêchant tout échange avec les populations centrales, cette perte d'allèles n'a pu être compensée par une immigration.

La présence de *P. multiplex* à Bourg-St.-Pierre, localité nouvelle pour le nord des Alpes, s'explique aussi par une immigration à partir du versant sud. Si l'altitude du Col du Grand-St-Bernard (2470 m.) crée actuellement une discontinuité entre les populations des deux versants, des échanges sont encore théoriquement possibles.

Analyse quantitative et taxonomie

Généralement, la distance génétique entre deux populations conspécifiques est inférieure à 0,1, la distance entre deux espèces étant supérieure à 0,2. La frange grossièrement comprise entre ces deux valeurs caractérise, selon AYALA (1975), les stades intermédiaires du processus de spéciation, assimilés aux catégories de sous-espèce et de semi-espèce.

Dans le cas de *P. multiplex*, les distances entre les populations étudiées varient de 0,01 à 0,18 (Tableau 3). Le dendrogramme (Fig. 8) dérivé de la matrice de distances génétiques donne une image synthétique et simplifiée des rapports entre ces populations, dont on peut retenir les points suivants :

1. Les deux populations les plus proches sont celles de Varenzo et de Fivizzano. La distance génétique qui les sépare ($D = 0,01$) est comprise dans la marge caractéristique des comparaisons entre populations conspécifiques. Elles sont toutes deux situées au sud de l'arc alpin et doivent appartenir, si nous suivons MILLER (1912), à la même unité systématique (*P. multiplex*). Elles divergent toutefois par leurs formules chromosomiques.
2. La population du Vercors se différencie très nettement des cinq autres ($D = 0,14$), et particulièrement de la population de Zermatt ($D = 0,18$). Cette différenciation génétique coïncide avec une formule chromosomique divergente, et correspond bien aux valeurs trouvées par d'autres auteurs lors de la comparaison de deux sous-espèces (AYALA 1975; AVISE et SMITH 1977). Il est possible que la population de Vercors soit issue d'un foyer isolé à l'ouest de l'arc alpin, au cours du Pléistocène supérieur. Les données géologiques (BOURDIER 1961) montrent que le glacier alpin s'est étendu, au Würm, jusqu'aux Alpes Maritimes, constituant une barrière géographique entre le bassin du Rhône et le bassin du Pô. Il aurait alors, selon notre hypothèse, scindé l'aire de *P. multiplex* et permis une évolution divergente des deux groupes ainsi séparés.
3. La population de Zermatt, représentant *P. fatioi*, se distingue relativement bien de celles du sud des Alpes, et la distance génétique qui la sépare de la population du Vercors est particulièrement élevée ($D = 0,18$). Cette différenciation peut être expliquée par la dérive génétique qui affecte les populations de type insulaire, et conduit parfois à la fixation, par certains loci, d'allèles différents d'une population à l'autre. Un tel phénomène est signalé par SCHMITT (1978), dans un travail où il compare des populations d'un rongeur (*Rattus fuscipes*) occupant des petites îles de la côte australienne: alors que le taux de polymorphisme à l'intérieur des isolats est extrêmement faible, voire nul, les distances génétiques entre les différents isolats sont anormalement élevées. Il semblerait que les forces qui réduisent la variabilité à l'intérieur des populations tendent à accroître la variabilité entre les populations (LEWONTIN 1975, cité par SCHMITT 1978).

Conclusion

Sur le plan caryologique, *P. multiplex* est une espèce polytypique, comprenant au moins trois formes chromosomiques géographiquement localisées. Si *P. fatioi* et *P. druentius* doivent lui être rattachés, les données de STORCH et WINKING (1977) laissent supposer qu'il en va de même avec *P. liechtensteini*, qui occupe la partie orientale de l'arc alpin. Dans tous les cas, ce polymorphisme est le signe d'une instabilité de la garniture chromosomique de l'espèce, in-

stabilité qui paraît d'ailleurs caractériser le genre *Pitymys* dans son ensemble. Ce groupe semble être actuellement impliqué dans une dynamique évolutive et présente, de ce fait, un grand intérêt pour l'étude du déroulement de la spéciation.

L'analyse du polymorphisme biochimique de *P. multiplex* révèle une différenciation génétique relativement importante de certaines populations, sans qu'il y ait de corrélation apparente entre cette différenciation et la divergence des formules chromosomiques. Dans un cas, toutefois (population du Vercors), les deux phénomènes vont de pair, et le degré de différenciation génétique observé correspond aux valeurs caractérisant généralement les stades intermédiaires de la spéciation (AYALA 1975).

Les deux méthodes utilisées (caryologique et biochimique) indiquent que l'espèce *P. multiplex* est engagée dans un processus de diversification. La divergence des populations peut être expliquée, au moins partiellement, par leur isolement géographique, passé ou présent; dans un cas, elle résulte vraisemblablement de la dérive génétique.

Résumé

Les variations chromosomiques et biochimiques de *Pitymys multiplex* ont été étudiées dans différentes populations des Alpes occidentales et des Apennins. Les «espèces» *P. fatioi* et *P. druentius*, actuellement rattachées à *P. multiplex*, sont comprises dans cette étude.

L'analyse chromosomique de 73 individus, représentant 19 populations, a mis en évidence un polymorphisme impliquant des inversions péricentriques et d'autres réarrangements ($2N = 48$ ou 46). Toutes ces variations chromosomiques sont localisées, géographiquement, dans des régions différentes. Des représentants de formes chromosomiques différentes ont pu être hybridés en laboratoire, démontrant ainsi leur interfertilité. Ces résultats complètent les données antérieures sur la formule chromosomique de *P. multiplex* et *P. liechtensteini*. Ils suggèrent que *P. multiplex* est une espèce polytypique, dont l'aire de répartition s'étend de la Yougoslavie à la France, en passant par le nord de l'Italie.

Des échantillons de 6 populations ont été analysés, par électrophorèse des protéines, pour les variations de 25 loci. Le taux moyen d'hétérozygotie varie de $H = 0,00$, dans la population isolée de Zermatt, à $H = 0,08$ dans la population marginale du Vercors (France). Les valeurs de la distance génétique de Nei entre différentes formes chromosomiques varient de $D = 0,01$ à $D = 0,18$. Le degré de différenciation génétique entre certaines populations marginales est relativement élevé. Ceci résulte vraisemblablement de leur isolement géographique au cours des périodes würmienne et post-würmienne.

Zusammenfassung

Chromosomaler und biochemischer Polymorphismus bei Pitymys multiplex (Mammalia, Rodentia)

Es wurden die chromosomale und biochemische Variabilität verschiedener Populationen von *Pitymys multiplex* aus den Westalpen und dem Apennin untersucht. Mitberücksichtigt wurden auch die heute zu *P. multiplex* gerechneten „Arten“ *P. fatioi* und *P. druentius*.

Durch die Analyse der Chromosomensätze von 73 Individuen aus 19 Populationen konnte ein Chromosomenpolymorphismus dargestellt werden, der perizentrische Inversionen und andere Umordnungen ($2N = 48$ oder 46) beinhaltet. Die unterschiedlichen Chromosomentypen stammen aus lokalen Populationen verschiedener geographischer Regionen. Es gelang, Tiere chromosomal verschiedener Populationen zu kreuzen. Diese Befunde vervollständigen die zuvor bei *P. multiplex* und *P. liechtensteini* gewonnenen Daten und deuten darauf hin, daß *P. multiplex* eine polytypische Art ist, mit einem Verbreitungsgebiet von Jugoslawien über Norditalien nach Frankreich.

Proben aus 6 Populationen wurden auch elektrophoretisch auf ihre Variabilität an 25 Protein-Loci untersucht. Der mittlere Heterozygotiegrad schwankte zwischen $H = 0,00$, in der Probe aus der isolierten Population von Zermatt, und $H = 0,08$ in der Probe aus dem Randgebiet der Verbreitung der Art bei Vercors (Frankreich). Die genetische Distanz (D), berechnet nach Nei, variierte zwischen den chromosomal verschiedenen Formen von $D = 0,01$ bis $D = 0,18$. Der Grad der genetischen Differenz zwischen den Populationsstichproben aus den Randgebieten der Artverbreitung ist relativ hoch. Diese Differenz wird durch die geographische Isolation während und nach der Würmeiszeit erklärt.

Bibliographie

- AVISE, J. C.; SELANDER, R. K. (1972): Evolutionary genetics of cave-dwelling fishes of the genus *Astyanax*. *Evolution* 26, 1-19.
- AVISE, J. C.; SMITH, M. H.; SELANDER, R. K.; LAWLOR, T. E.; RAMSEY, P. R. (1974): Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. V. Insular and mainland species of the genus *Haplomydomys*. *Syst. Zool.* 23, 226-238.

- AVISE, J. C.; SMITH, M. H. (1977): Gene frequency comparisons between sunfish (Centrarchidae) populations at various stages of evolutionary divergence. *Syst. Zool.* **26**, 319–335.
- AYALA, F. J. (1975): Genetic differentiation during the speciation process. In: *Evolutionary Biology*. Ed. by T. DOBZHANSKY, M. K. HECHT and W. C. STEERE. New York: Plenum Press. Vol. 8, 1–78.
- AYALA, F. J.; POWELL, J. R.; TRACEY, M. L.; MOURAO, C. A.; PEREZ-SALAS, S. (1972): Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. IV. Genic variation in natural populations of *Drosophila willistoni*. *Genetics* **70**, 113–139.
- BOURDIER, F. (1961): *Le Bassin du Rhône au Quaternaire*. 2 vol. Paris: Ed. C. N. R. S.
- BREWER G. J. (1970): *An introduction to isozyme techniques*. New York: Academic Press.
- CORBET, G. B. (1978): *The Mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review*. London: British Museum.
- DOTTRENS, E. (1961): *Arvicola incertus* de Selys-Longchamps était un *Pitymys*. *Archs Sci. Genève* **14**, 352–364.
- ELLERMAN, J. R. (1941): *The Families and Genera of living Rodents*. Vol. II. Family Muridae. London: British Museum.
- ELLERMAN, J. R.; MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals*. London: British Museum.
- FATIO, V. (1905): Campagnols et musaraignes suisses. Quelques formes peu connues. Importance variable de certains caractères. *Archs Sci. phys. nat.* **19** (4^e pér.), 186–202.
- GLOVER, D. G.; SMITH, M. H.; AMES, L.; JOULE, J.; DUBACH, J. M. (1977): Genetic variation in pika populations. *Can. J. Zool.* **55**, 1841–1845.
- HATUHOV, A. M.; TEMBOTOV, A. K. (1978): Variability and regularities of distribution of *Pitymys* spp. in the Caucasus. II Congr. Theriol. Intern. Brno 1978, Abstracts, 390.
- KRAL, B.; MITEV, D. B. (1976): Karyotypes of *Pitymys subterraneus* (Microtidae, Rodentia) from the mountains of Southern Bulgaria. *Zool. Listy* **25**, 27–31.
- KRAL, B.; ZIMA, J. (1978): Chromosomal polymorphism in *Pitymys subterraneus* (Microtidae, Rodentia). *Folia Zool. Brno* **27**, 13–24.
- KRAL, B.; ZIMA, J.; HERZIG-STRASCHIL, B. (1978): Karyotype analysis of voles of the genus *Pitymys* from Southern Austria. *Folia Zool. Brno* **27**, 129–133.
- LEWONTIN, R. C. (1975): Genetic aspects of intelligence. *Ann. Rev. Genet.* **9**, 387–405.
- MATTHEY, R. (1953): Les chromosomes des Muridae. Révision critique et matériaux nouveaux pour servir à l'histoire de l'évolution chromosomique chez ces rongeurs. *Revue suisse Zool.* **60**, 225–283.
- MATTHEY, R. (1954): Nouvelles recherches sur les chromosomes des Muridae. *Caryologia* **6**, 1–44.
- MATTHEY, R. (1955): Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae. *Revue suisse Zool.* **62**, 163–206.
- MATTHEY, R. (1956): Cytologie chromosomique comparée et systématique des Muridae. *Mammalia* **20**, 93–123.
- MAYR, E. (1942): *Systematics and the origin of species*. New York: Columbia University Press.
- MEYLAN, A. (1967): Formules chromosomiques et polymorphisme robertsonien chez *Blarina brevicauda* (Say) (Mammalia: Insectivora). *Can. J. Zool.* **45**, 1119–1127.
- (1970): Caryotypes et distribution de quelques *Pitymys* européens (Mammalia, Rodentia). (Note préliminaire). *Revue suisse Zool.* **77**, 562–575.
- (1972): Caryotypes de quelques hybrides interspécifiques de *Pitymys* (Mammalia, Rodentia). *Experientia* **28**, 1507–1510.
- (1974): Cytotaxonomie de quelques *Pitymys* européens (Mammalia, Rodentia). *Symp. Theriol. II, Brno 1971*, 255–266.
- MILLER, G. S. (1912): *Catalogue of the Mammals of Western Europe*. London: British Museum.
- MOTTAZ, C. (1908): Révision des espèces et sous-espèces de Mammifères suisses décrites par Fatio de 1862 à 1905. *Bull. Soc. zool. Genève* **1**, 148–171.
- (1908): Quelques intéressantes captures de petits Mammifères. Communication présentée à la séance du 8 décembre 1908. *Bull. Soc. zool. Genève* **1**, 178–180.
- NEI, M. (1972): Genetic distance between populations. *Amer. Natur.* **106**, 283–292.
- (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* **89**, 583–590.
- NEVO, E.; KIM, Y. J.; SHAW, C. R.; THAELER, C. S. (1974): Genetic variation, selection and speciation in *Thomomys talpoides* pocket gophers. *Evolution* **28**, 1–23.
- PATTON, J. L.; YANG, S. Y. (1977): Genetic variation in *Thomomys bottae* pocket gophers: macrogeographic patterns. *Evolution* **31**, 697–720.
- PETROV, B.; ZIVKOVIC, S. (1971): Zur Kenntnis der *Pitymys liechtensteini* Wettstein 1927 (Rodentia, Mammalia) in Jugoslawien. *Arh. biol. Nauka* **23**, 31–32.
- POWELL, J. R. (1975): Protein variation in natural populations of animals. In: *Evolutionary Biology*. Ed. by T. DOBZHANSKY, M. K. HECHT and W. C. STEERE. New York: Plenum Press. Vol. 8, 79–119.
- RÖTHLISBERGER, F. (1976): Gletscher- und Klimaschwankungen im Raum Zermatt, Ferpècle und Arolla. In: *8000 Jahre Walliser Gletschergeschichte*. Bern: Verlag des Schweizer Alpen-Club, 59–144.

- SAINT GIRONS, M.-C. (1973): Les Mammifères de France et du Benelux (faune marine exceptée). Paris: Doin.
- SANTINI, L.; FARINA, A. (1978): Roditori e Insettivori predati da *Tyto alba* nella Toscana settentrionale. *Avocetta* (Nuova serie) 1, 49–60.
- SCHMITT, L. H. (1978): Genetic variation in isolated populations of the Australian bush-rat, *Rattus fuscipes*. *Evolution* 32, 1–14.
- SELANDER, R. K.; SMITH, M. H.; YANG, S. Y.; JOHNSON, W. E.; GENTRY, J. B. (1971): Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). *Studies in Genetics VI*. Univ. Texas Publ. 7103, 49–90.
- SHAW C. R.; PRASAD, R. (1970): Starch gel electrophoresis of enzymes – A compilation of recipes. *Biochem. Genet.* 4, 297–320.
- SPITZ, F. (1978): Etude crâniométrique du genre *Pitymys*. *Mammalia* 42, 267–304.
- STORCH, G.; WINKING, H. (1977): Zur Systematik der *Pitymys multiplex*-*Pitymys liechtensteini*-Gruppe (Mammalia: Rodentia). *Z. Säugetierkunde* 42, 78–88.
- WINKING, H. (1976): Karyologie und Biologie der beiden iberischen Wühlmausarten *Pitymys mariae* und *Pitymys duodecimcostatus*. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 14, 104–129.
- ZIVKOVIC, S.; PETROV, B.; RIMSA, D. (1975): New data on the taxonomy of Balkan *Pitymys* representatives (Mammalia, Rodentia) in the light of karyological analysis. *Biosystematika* 1, 31–42.
- Adresses des auteurs:* J.-D. GRAF, Institut de Zoologie et d'Ecologie animale, Université, Place du Tunnel 19, CH – 1005 Lausanne; Dr. A. MEYLAN, Service de Zoologie des Vertébrés, Station fédérale de recherches agronomiques de Changins, CH – 1260 Nyon

Zur Hirn-Körpergewichtsbeziehung bei Wölfen und Haushunden sowie Haushundrassen

VON P. EBINGER

Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover

Eingang des Ms. 25.9.1979

Abstract

Relationship of brain weight and body weight in wolves and domestic dogs

Studied was the intraspecific relationship between brain weight and body weight in wolves and domestic dogs.

By regression calculation it was possible to determine the coefficients of the main axis of the ellipse in 75 *C. l. lupus* (31 ♂♂, 29 ♀♀), 19 *C. l. pallipes* (11 ♂♂/ 8 ♀♀) and 510 domestic dogs (245 ♂♂, 239 ♀♀) from 50 breeds.

There was no significant difference in brain weights of *C. l. lupus* and *C. l. pallipes* ($P = 0.01$). Reduction in brain weight of 27.5% was observed from wolves to domestic dogs. Dog breeds were separated into 7 racial groups. All these groups were found to be within the confidence interval of the bivariate distribution in domestic dogs, but they show differences in their position from the main axis of the ellipse, thus demonstrating an increase of variability due to domestication.

Über die Beziehungen Hirngewicht und Körpergewicht bei Wölfen und Haushunden ist schon oft berichtet worden (KLATT 1921; STEPHAN 1954; SCHULZ 1969; WEIDEMANN 1970; SCHLEIFENBAUM 1973; RÖHRS und EBINGER 1978).

Aufgrund unterschiedlicher Interpretationen des Abstammungsproblems der Haushunde (vgl. HERRE und RÖHRS 1973; HEMMER 1975, 1978; KELLER und HUBER 1976) und